References

Conaway, C. H. (1958): Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity. J. Mammal. **39**, 507–512.

Crowcroft, P. (1957): The life of the shrew. London: Max Reinhardt.

Grünwald, A. von; Möhres, F. P. (1974): Beobachtungen zur Jugendentwicklung und Karawanenbildung bei Weißzahnspitzmäusen (Soricidae-Crocidurinae). Z. Säugetierkunde **39**, 321–339.

Hellwing, S. (1971a): Reproduction in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, 1906 (Soricidae, Insectivora, Mammalia). Ph. D. thesis, Hebrew Univ.

— (1971b): Maintenance and reproduction in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, in captivity. Z. Säugetierkunde **36**, 103–113.

Jakubowski, M. (1979): Infanticide and parental care in virgin rats and mice: genetic, social and neural control. M. Sc. thesis, Tel Aviv Univ.

Noirot, E. (1972): The onset of maternal behaviour in rats, hamsters and mice: A selective review. Advances in the Study of Behavior **4**, 107–146.

Romer, A. S. (1970): The vertebrate body. 4th ed. Philadelphia, London, Toronto: W. B. Saunders Company.

Rosenblatt, J. A. (1967): Nonhormonal basis of maternal behaviour in the rat. Science **156**, 1512–1513.

Spencer-Booth, Y. (1970): The relationships between mammalian young and conspecifics other than mothers and peers: a review. In: Advances in the Study of Behavior **3**, 120–194. Ed. by D. S. Lehrman, R. A. Hinde and E. Shaw. New York: Academic Press.

Stine, C. J., Dryden G. L. (1976): Lip-licking behavior in captive musk shrews, *Suncus murinus*. Behaviour **62**, 298–311.

Swanson, L. H.; Campbell, C. S. (1979): Induction of maternal behavior in nulliparous golden hamsters *(Mesocricetus auratus)*. Behavioural and Neural Biology **26**, 364–371.

Authors' address: Victoria Soroker, Dr. Shlomo Hellwing and Dr. Joseph Terkel, Department of Zoology, George S. Wise Faculty of Life Sciences, Tel Aviv University, Tel Aviv, Israel

Der Einfluß visueller Information auf die Echoortung bei *Phyllostomus discolor* (Chiroptera)

Von G. Rother und U. Schmidt

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 26. 4. 1982

Abstract

The influence of visual information on echolocation in Phyllostomus discolor (Chiroptera)

Investigated was the obstacle avoidance performance in a flight tunnel of the neotropical bat *Phyllostomus discolor*. The orientation sounds resemble the typical phyllostomatid type (duration: 0.3 to 2.5 ms; 3 downwards modulated harmonics, which cover the frequency range from ca. 45–100 kHz). In flight the intensity of the sounds reaches 124 dB (calculated to a distance of 10 cm in front of the nose); when approaching the landing site the intensity falls to ca. 75 dB.

Wires down to a diameter of 0.25 mm can be detected acoustically; this threshold value is not improved by visual information. In the above-threshold-range the repetition rate in front of the obstacle is significantly lower, when the wires can be localized visually. In this situation body contacts with the obstacle are much reduced compared with flights in the dark tunnel.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4706-0324 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 47 (1982) 324–334
© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Einleitung

Alle Microchiropteren sind in der Lage, allein mit Hilfe des Echoortungssystems sicher zu fliegen. Eine Fülle von Untersuchungen deutet jedoch darauf hin, daß bei vielen Fledermausarten auch der Gesichtssinn eine nicht unwesentliche Rolle spielt.

Schon frühzeitig gelang der Nachweis, daß Fledermäuse zu einer Hell-Dunkel-Unterscheidung fähig sind (Eisentraut 1950; Curtis 1952; Davis und Barbour 1965); auch die Merkmale optischer Muster können von einigen Arten unterschieden werden (Jastrzebski 1958; Suthers et al. 1969; Masterson und Ellins 1974; Manske und Schmidt 1979). Verschiedene Kleinfledermäuse sind außerdem in der Lage, zum Teil sehr kleine Hindernisse in ihrem Flugweg optisch zu entdecken und ihnen auszuweichen. Chase und Suthers (1969) konnten zeigen, daß sehende, mit Ohrstopfen vertaubte *Phyllostomus hastatus* und *Carollia perspicillata* Kollisionen mit 30 cm breiten, weißen Stoffstreifen signifikant besser vermeiden als geblendete und taube Tiere. Nicht hörende *Myotis lucifugus* kollidieren nicht so häufig mit 2 mm dicken Baummwollfäden, wenn eine optische Orientierung möglich ist (Bradbury und Nottebohm 1969).

Der visuelle Sinn wird in unterschiedlichen Funktionszusammenhängen eingesetzt. In einer Reihe von Freiland-Untersuchungen stellte sich heraus, daß Fledermäuse ihre Tagesquartiere nicht wiederfinden, wenn sie mit abgedeckten Augen in größerer Entfernung von ihrer heimatlichen Höhle freigelassen werden (Barbour et al. 1966; Williams et al. 1966; Williams und Williams 1967; Davis and Barbour 1969). Neben der Fernorientierung dient der Gesichtssinn, besonders bei Fledermäusen, die relativ helle Ruheplätze bevorzugen (z. B. *Saccopteryx, Artibeus*), auch der passiven Überwachung der Umgebung (Suthers 1970). In starkem Maße werden Aktivität und circadiane Rhythmik vom Licht bestimmt (Griffin und Welsh 1937; Church 1957; De Coursey und De Coursey 1964; Erkert 1974; Erkert et al. 1980), und selbst das Fluchtverhalten unterliegt einem visuellen Einfluß (Chase 1981).

Bei der neotropischen *Phyllostomus discolor* deuten die sehr gut ausgebildeten Augen auf ein leistungsfähiges visuelles System hin. Unsere Untersuchungen sollten klären, ob Echoortung und Gesichtssinn bei der Orientierung zusammenwirken.

Material und Methode

Als Versuchstiere (VT) dienten 3 männliche adulte *P. discolor* (Kleine Lanzennase, Abb. 1); sie wurden in einem klimatisierten Raum (23 °C; ca. 70 % relative Luftfeuchtigkeit) gehalten und mit Bananen, Haferflocken, „Mehlwürmern" und subadulten Mäusen gefüttert.

Die Flugversuche wurden in einem Flugtunnel (3 × 0,8 × 0,8 m) durchgeführt (Abb. 2), dessen Boden, Decke und Seitenwände zur Reflexionsverminderung mit schaumstoffbeschichtetem, schwarzem Stoff verkleidet waren. Die Zielwand bestand aus grauem Kunststoff (Trovidur®); im oberen Drittel befand sich ein Landefeld (30 × 30 cm) aus schwarzem Stoff. In der Fluganlage waren 15 Lichtschranken in vier Reihen angeordnet (2,7 m, 2,0 m, 1,2 m und 0,4 m von der Zielwand entfernt). Die Unterbrechung der Lichtschranken durch das fliegende Tier wurde über die Lichtschranken-Markierung mit Signalen unterschiedlicher Amplitude auf dem Magnetbandgerät registriert. Im Boden des Flugtunnels waren unmittelbar vor der Zielwand zwei 40-W-Lampen angebracht, durch die die Landewand von unten diffus beleuchtet werden konnte (Beleuchtungsstärke ca. 10 lx) (die Lichtschranken allein bewirkten eine Beleuchtungsstärke von 0,03 lx). Die Leuchtdichte der Zielwand bei ein- und ausgeschalteten Lampen ist in der Tabelle mit Werten für Voll- und Neumond verglichen.

In der Mitte des Flugtunnels konnte ein Hindernis eingeschoben werden. Als Hindernisse dienten schwarze Plastikstreifen mit rechteckigem Querschnitt (40, 10 und 5 mm) sowie schwarze Nylonfäden mit rundem Querschnitt (2, 1, 0,5, 0,25 und 0,125 mm), die vertikal in einem Rahmen eingespannt waren. Ihre seitliche Position innerhalb des Flugtunnels konnte von außen verändert werden. Die Hindernisse erschienen bei beleuchteter Zielwand als dunkler vertikaler Streifen vor einem relativ hellen Hintergrund, bei ausgeschalteten Lampen hoben sie sich optisch nicht von der Zielwand ab.

In der Mitte der Zielwand befanden sich ein geeichtes Ultraschall-Kondensatormikrophon (B & K

Typ 4135 mit Vorverstärker B & K 2618) und das Mikrophon eines Bat-Detectors (QMC Modell S 100). Die Signale beider Mikrophone wurden auf einem Magnetbandgerät (Lennartz 6000/800) aufgezeichnet (Bandgeschwindigkeit 76 cm/s), das gleichzeitig die Lichtschranken-Markierung und einen Kommentar aufnahm. Die Auswertung der Lautaufnahmen erfolgte mittels Speicheroszillograph (Tektronix 5113), Sonagraph (Kay 7029 A) und Frequenzanalysator (Nicolet UA 500 A).

Abb. 1. Kleine Lanzennase *(Phyllostomus discolor)* im Flug

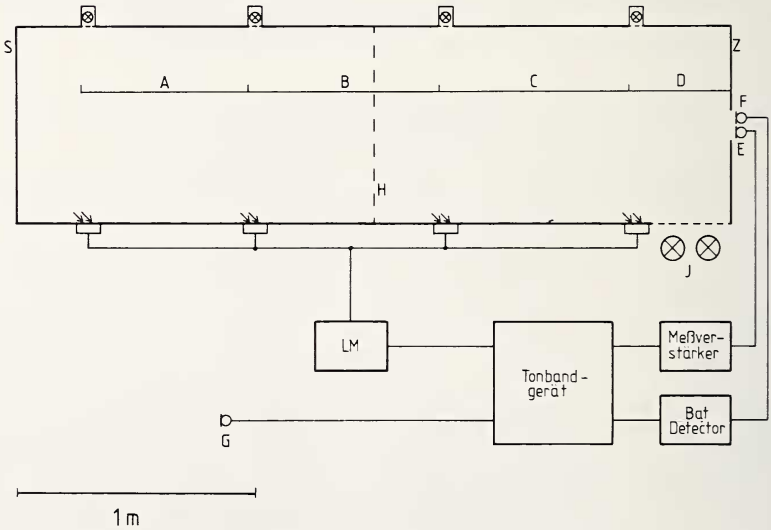

Abb. 2. Schema des Flugtunnels und der Lautaufnahme-Apparatur. A–D = Abschnitte der Flugbahn; E = Ultraschall-Kondensatormikrophon; F = Mikrophon des Überlagerungsdetektors; G = Mikrophon für Kommentare; H = Hindernisposition; J = Zielwand-Beleuchtung; LM = Lichtschranken-Markierung; S = Startwand; Z = Zielwand

Anhand der Lichtschranken-Markierung konnte zu jedem Laut der Ort der Lautaussendung berechnet werden. Der Schalldruck der Laute wurde auf eine Distanz von 10 cm vor der Nase des Tieres bezogen, bei Annahme einer quadratischen Reduzierung der Energie mit der Entfernung und einer atmosphärischen Abschwächung um 4,5 dB/m (Griffin 1971; Joermann und Schmidt 1981a).

Während einer zweimonatigen Eingewöhnungsphase, in der die VT im Flugtunnel lebten und an der Zielwand ihr Futter erhielten, wurden sie daran gewöhnt, Mehlkäferlarven aus einer Pinzette anzunehmen. Danach wurden die Tiere trainiert, den Flugtunnel in direktem, ununterbrochenem Flug zu durchqueren, die als Belohnung durch eine Öffnung im Landefeld gebotene Mehlkäferlarve abzunehmen und sofort zur Startwand zurückzufliegen. Nach 5monatigem Training wurden die Kontrollflüge (ohne Hindernis) aufgezeichnet. Die Versuchsflüge begannen mit dem breitesten Hindernis; in den folgenden Tagen fand eine schrittweise Reduzierung der Hindernisbreite statt. Um eine Gewöhnung der VT an den Ort der Hindernisse nach Möglichkeit auszuschließen (Griffin et al. 1963; Neuweiler und Möhres 1967), erfolgte eine unregelmäßige seitliche Verschiebung der Hindernisposition (± 10 cm). Unmittelbar im Anschluß an die letzten Flüge mit dem 0,125-mm-Hindernis wurden wiederum Kontrollflüge durchgeführt. Bei allen Experimenten wechselten Hell- und Dunkelflüge in unregelmäßiger Folge.

Tabelle

Leuchtdichte der Zielwand (Reflexionsgrad 0,0073 asb/lx) bei verschiedenen Beleuchtungsstärken

Lampe ein	2×10^{-3} cd/m²
Lampe aus	6×10^{-6} cd/m²
Vollmond	6×10^{-5} cd/m²
Neumond	1×10^{-7} cd/m²

Ergebnisse

Ruhelaute

Phyllostomus discolor gehört zu den nasal emittierenden Fledermäusen. Beim Orten befindet sich das prominente Nasenblatt in ständiger Bewegung, das Maul bleibt stets geschlossen. Die allgemeine Charakterisierung der Ortungslaute erfolgt anhand der Ruhelaute, die von in der Hand gehaltenen Tieren gewonnen wurden. Je VT wurden 60 Ruhelaute analysiert; es fanden sich keine Unterschiede zwischen im Hellen und im Dunkeln aufgezeichneten Lauten.

Zu Beginn der jeweils etwa dreiminütigen Aufnahmezeit zeigten alle Tiere eine rege Ortungsaktivität. Die Laute wurden vorwiegend in Lautgruppen mit zwei oder drei Lauten abgegeben. Bei den 180 untersuchten Lauten traten Einzellaute nur fünfmal und

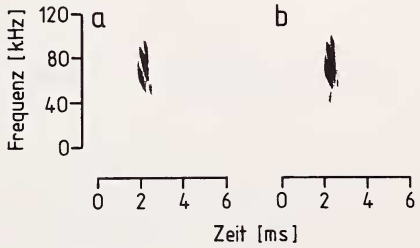

Abb. 3. Sonagramme eines Ruhe- (a) und eines Fluglautes (b)

Lautgruppen mit mehr als drei Lauten nur zweimal auf. Die Gruppenintervalle lagen zwischen 70 und 410 ms ($\bar{x}$ = 160 ms), die Intervalle innerhalb der Gruppen zwischen 23 und 51 ms ($\bar{x} = 38 \pm 8$ ms, ≈ 26 Laute/s). Etwa eine halbe Minute nach Beginn der Aufnahme wurde die Ortungsaktivität der Tiere deutlich geringer. Es traten Pausen bis zu einer Sekunde und länger auf, abgelöst von kurzen Ortungssalven und in längeren

Abständen abgegebenen Einzellauten. Die Ruhelaute von *Phyllostomus discolor* entsprechen dem allgemeinen Phyllostomatidentyp. Es sind sehr kurze Laute (0,4–1,4 ms; $\bar{x} = 0{,}75 \pm 0{,}2$ ms), die eine geringe Intensität besitzen. Der maximale Schalldruck betrug 83–86 dB (alle dB-Angaben sind bezogen auf 2×10^{-5} N/m^2). Die Laute setzen sich aus drei abwärts modulierten Frequenzkomponenten zusammen. Die untere Komponente überstreicht den Frequenzbereich von ca. 73 bis 45 kHz. Nach ca. einem Drittel des Lautes beginnt die mittlere Komponente, die von ca. 90 kHz auf 61 kHz abfällt. Die obere

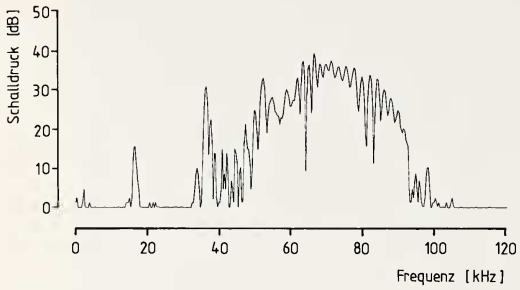

Abb. 4. Frequenzspektrogramm eines Ruhelautes

Komponente überstreicht den Bereich von ca. 100 bis 78 kHz und findet sich im letzten Drittel des Lautes (Abb. 3a). Diese drei Anteile stellen 3. bis 5. Harmonische dar; die 1. und 2. Harmonische treten im Laut nicht auf. Ca. 100 µs nach Ende des Lautes läßt sich häufig eine extrem kurze Komponente registrieren, die besonders in Frequenzspektrogrammen auffällt (Abb. 4). Sie setzt sich aus zwei schmalbandigen Frequenztanteilen zusammen, die Maxima bei 16,6 ± 1,4 kHz und 34,9 ± 2,5 kHz besitzen. Der niederfrequente Gipfel ist nur etwa halb so intensiv wie der höherfrequente und tritt daher im Sonagramm nicht in Erscheinung.

Lautaussendung im freien Flug

In der ersten Versuchsphase waren keine Hindernisse im Flugtunnel plaziert. Bei diesen freien Flügen durch den Tunnel erfolgte die Lautaussendung sehr stereotyp; es zeigten sich auch keinerlei Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen. Zu Beginn des Fluges wurden vorwiegend Einzellaute abgegeben. Später folgten Lautgruppen mit erst 2, dann 3, 4 und mehr Lauten (Abb. 5a). Die Intervalle zwischen den Einzellauten betrugen 85–95

Abb. 5. Oszillogramme von Lautserien bei drei Flügen. a: ohne Hindernis und Beleuchtung; b: 0,5 mm breites Hindernis und Beleuchtung; c: 0,5 mm breites Hindernis ohne Beleuchtung. Die Pfeile markieren die Hindernisposition; Flugrichtung von links nach rechts

ms, was einer Wiederholrate von 10,5–11,8 Lauten/s entspricht. Innerhalb der Gruppen fanden sich Wiederholraten von 50 bis zu 90 Lauten/s. Die Zeitabstände zwischen den Lautgruppen verkürzten sich im Laufe des Fluges von im Mittel 63 ms auf 30 ms. Die stetige Verkürzung dieser Gruppenintervalle und der Intervalle innerhalb der Lautgruppen

bewirkt, daß die Zeit vom ersten Laut einer Gruppe bis zum ersten Laut der folgenden Gruppe konstant 85–95 ms beträgt. Die Dauer der Laute nimmt während des Fluges sukzessive ab (Abb. 6); die größte gemessene Dauer betrug 2,5 ms, die kleinste 0,3 ms. Neben der Dauer verändert sich auch die Intensität der Laute im Fluge. Bei Annäherung an die Zielwand verringert sich der Schalldruck (bezogen auf einen Abstand von 10 cm vor der Nase) in zunehmendem Maße. Bei einer Mikrophonentfernung von 2,7–2,0 m (Abschnitt A, Abb. 2) beträgt die Intensität im Mittel etwa 108 dB (n = 40 Flüge/Tier). Der maximale Schalldruck, der hierbei ermittelt wurde, lag bei 113 dB. In den beiden folgenden Abschnitten sinkt der mittlere Schalldruck zunächst auf etwa 102 dB (Abschnitt B), dann

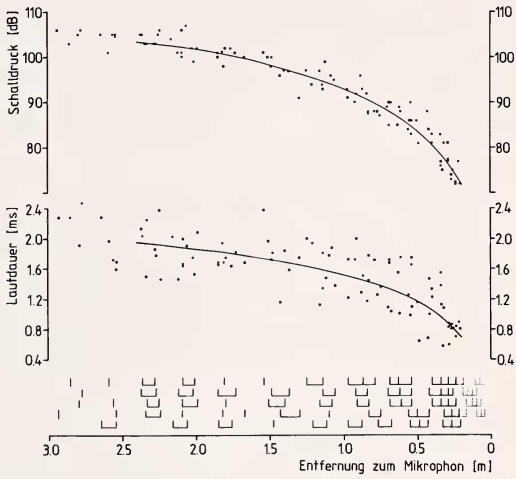

Abb. 6. Schalldruck (umgerechnet auf 10 cm Abstand vor der Nase des Tieres), Lautdauer und Orte der Lautaussendung bei fünf Flügen. Für Schalldruck und Lautdauer sind Annäherungskurven angegeben; senkrechte Balken bezeichnen die Orte der Lautaussendung, waagerechte fassen Lautgruppen zusammen. Die letzten 0,2 m Flugstrecke blieben unberücksichtigt

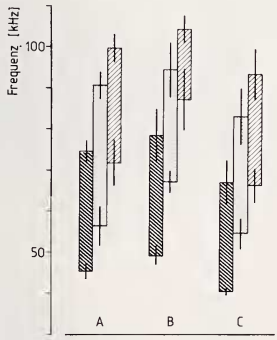

Abb. 7. Mittlere Frequenzbereiche der 3. (eng schraffiert), 4. (punktiert) und 5. (weit schraffiert) Harmonischen von Fluglauten der drei Tiere A, B und C. Senkrechte Balken: Standardabweichung (A: n = 26; B: n = 23; C: n = 19)

auf 92 dB (Abschnitt C), wobei im Endbereich Minimalwerte bis ca. 75 dB registriert werden konnten (Abb. 6). Auch die Fluglaute setzen sich im wesentlichen aus drei abwärts modulierten Frequenzkomponenten zusammen (Abb. 3b). Die Frequenzbereiche dieser drei Anteile decken sich mit denen der 3. bis 5. Harmonischen der Ruhelaute und bleiben im Verlauf des Fluges weitgehend konstant. Die Frequenzgrenzen dieser drei Harmonischen sind individuell unterschiedlich (Abb. 7). In den Fluglauten ist häufig die 2. und 6. Hamonische registrierbar, die die Frequenzbereiche von ca. 51 bis 35 kHz bzw. von ca. 102 bis 86 kHz überstreichen.

Hindernisflüge

Lautparameter

Um Gewöhnungseffekte auszuschalten, wurden pro Hindernisbreite und Tier nur die ersten 5 Hell- bzw. Dunkelflüge ausgewertet; Hindernisposition und Beleuchtungsstatus waren zufällig verteilt.

Die auffälligste Reaktion auf das Hindernis und die größten Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen fanden sich in der Wiederholrate. In Abb. 5b, c fällt sofort auf, daß die Ortungsaktivität vor der markierten Hindernisposition gegenüber dem Kontrollflug (Abb. 5a) erhöht ist. Fast immer treten Lautgruppen an die Stelle von Einzellauten. Nach dem Passieren des Hindernisses tritt in vielen Flügen – immer jedoch bei den breiteren Hindernissen von 40 bis 5 mm – eine „Pause" auf. Dieses besonders lange Intervall zwischen zwei Lauten oder Lautgruppen ist mit 160–190 ms stets gerade etwa doppelt so lang wie die Intervalle zwischen Einzellauten bzw. Lautgruppen in den Flügen ohne Hindernis (85–95 ms).

Auf der 1 m langen Flugstrecke vor der Hindernisposition (bzw. bei den Kontrollflügen zwischen 2,5 und 1,5 m Mikrophonentfernung) wurden oszillographisch die Intervallzeiten der Laute bestimmt und daraus die Wiederholrate berechnet (Abb. 8). Der drastische Anstieg der Ortungsaktivität bei der Einbringung des ersten, 40 mm breiten Hindernisses in den Flugweg gegenüber den Kontrollflügen ohne Hindernis ist besonders auffällig, auch wird hier der Einfluß der visuellen Information sehr deutlich: in den Dunkelflügen findet sich eine um durchschnittlich 10 Laute/s höhere Wiederholrate. Diese überproportionale

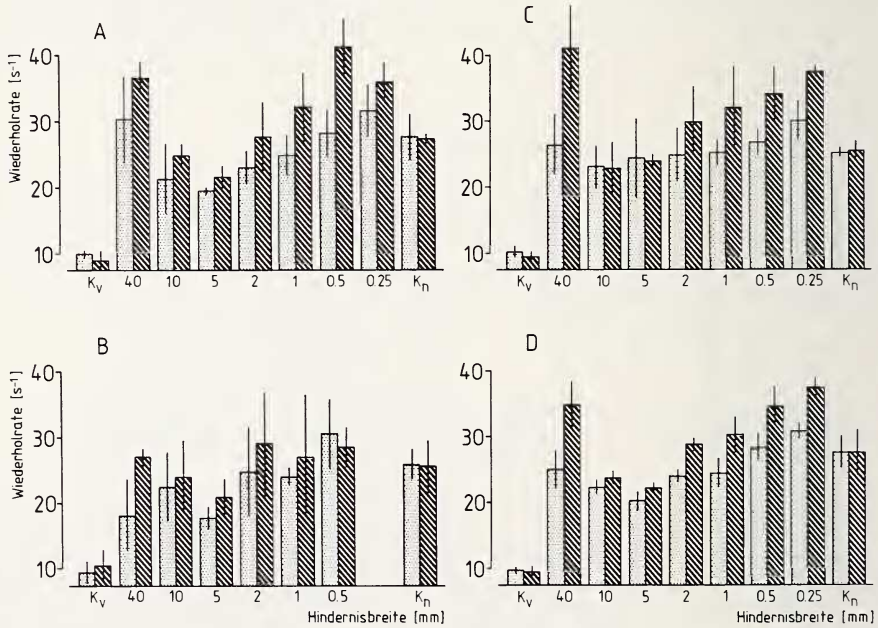

Abb. 8. Wiederholraten bei unterschiedlicher Hindernisbreite und Beleuchtung auf der 1 m langen Flugstrecke vor dem Hindernis. A, B und C zeigen Mittelwerte aus je fünf Flügen der drei Einzeltiere; D: Mittelwerte aller Tiere. Punktierte Säulen = mit Beleuchtung; schraffierte Säulen = ohne Beleuchtung; senkrechte Balken = Standardabweichung; K_v = Kontrollflüge vor den Hindernisflügen; K_n = Kontrollflüge nach den Hindernisversuchen

Reaktion ist auf eine Art „Überraschungseffekt" zurückzuführen, der auftritt, wenn in einem bekannten Raum plötzlich Veränderungen auftreten (Joermann und Schmidt 1981b). Bei den folgenden Flügen mit 10 und 5 mm breiten Hindernissen ist sowohl mit als auch ohne Zielwand-Beleuchtung ein Rückgang der Wiederholraten zu verzeichnen. Mit abnehmender Hindernisbreite (2 mm bis 0,25 mm) steigt die Wiederholrate wieder an. Die Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen bleiben erhalten. Außer bei Tier B, das sehr unregelmäßig flog, lassen sich die Differenzen bei dem 40-mm- und den 2- bis 0,25-mm-Hindernissen statistisch sichern (t-Test, $p < 0.01$). In den nach Beendigung der Experimente mit dem 0,125-mm-Hindernis aufgezeichneten Kontrollflügen ist die Wiederholrate niedriger als in den letzten Hindernisflügen, aber noch wesentlich höher als in den Kontrollen vor Beginn der Hindernisversuche, was wahrscheinlich auf eine Erwartungshaltung der Tiere gegenüber dem Hindernis zurückzuführen ist, wie sie auch für *Myotis, Eptesicus* und *Lasiurus* (Webster und Brazier 1968) und *Desmodus* (Joermann und Schmidt 1981b) beschrieben wurde. Das Fehlen helligkeitsbedingter Unterschiede der Wiederholrate bei hindernisfreien Flügen läßt sich bestätigen.

Gegenüber den freien Flügen steigt die Intensität der Laute bei den Hindernisflügen an. Auf der 1 m langen Flugstrecke vor dem Hindernis betrug die mittlere Intensität bei den Kontrollflügen ca. 103 dB, bei den Hindernisflügen zwischen 108 und 113 dB. Mit abnehmender Hindernisbreite war ein leichter Anstieg der Intensität zu verzeichnen. Die maximale Intensität von Einzellauten betrug 124 dB. Signifikante Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelflügen ließen sich nicht aufzeigen.

Hinderniskontakte

Bei den Flügen mit den schmaleren Hindernissen – ab 2 mm Hindernisbreite – wurden Kontakte der VT mit dem Hindernis während des Vorbeifluges festgestellt. Dabei handelte es sich zunächst um mehr oder weniger leichte Anstöße mit dem Flügel, die die Tiere nicht an der Fortsetzung des Fluges hinderten. Solche Hinderniskontakte waren in der Regel bereits während der Versuchsdurchführung gut hörbar und wurden entsprechend auf dem Kommentar-Kanal des Magnetbandgerätes angemerkt. Die oszillographische Auswertung der Hindernisflüge ermöglichte eine Kontrolle der kommentierten Hinderniskontakte mit Hilfe des von den Lautaufnahme-Mikrophonen ebenfalls registrierten Anstoßgeräusches.

Bei Hindernissen ab 0,5 mm Breite traten auch massivere Hinderniskontakte der Tiere mit Oberarm oder Rumpf auf, die zu einem Absturz führten. Bei sehr schmalen Hindernissen (0,25 mm, 0,125 mm), bei denen die Zahl der Abstürze drastisch anstieg, wurde es zunehmend schwieriger, die Fledermäuse zu einem Abflug von der Startwand zu bewegen.

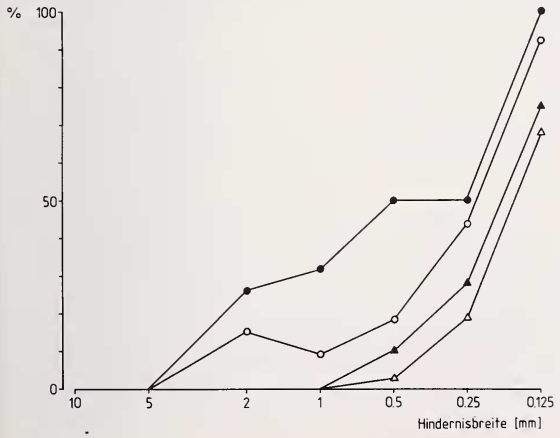

Abb. 9. Verteilung der Hinderniskontakte bei Flügen mit (offene Symbole) und ohne (geschlossene Symbole) Beleuchtung. Kreissymbole = Flügelkontakte; Dreiecke = Abstürze; Ordinate = prozentuale Häufigkeit der Kontakte; Abszisse = Hindernisbreite

Tier B war nicht in der Lage, an dem 0,25-mm-Hindernis vorbeizufliegen: alle Durchflugversuche endeten mit einem Absturz. Dieses Tier wurde hier nicht in die Auswertung einbezogen. Bis zu einer Hindernisbreite von 0,5 mm sind bei den Tieren A und C die Flügelberührungen in den Hellflügen signifikant seltener als in den Dunkelflügen (χ^2-Test, $p < 0.025$). Bei dem 0,25-mm-Hindernis stieg die Anzahl der Abstürze sprunghaft an. Dies wird offensichtlich durch die Möglichkeit der optischen Orientierung nicht beeinflußt (Abb. 9).

Diskussion

Die kleine Lanzennase, *Phyllostomus discolor,* die vom südlichen Mexiko bis zum nördlichen Argentinien verbreitet ist (Jones und Carter 1976), findet sich vorwiegend in Waldgebieten (La Val 1970; Fleming et al. 1972). Beringungsexperimente in Costa Rica haben gezeigt, daß diese Fledermausspezies saisonal die Tagesquartiere wechselt und dabei größere Entfernungen zurücklegt (Wilkinson mdl.). *P. discolor* muß sich in einer Umgebung orientieren, die sich durch dichten Bewuchs und somit mannigfaltige Hindernisse auszeichnet. Nahrungssuche und -erwerb sind durch die vielfältige Echostruktur einer solchen Umgebung gegenüber freiem Gelände bedeutend erschwert. Es ist zu erwarten, daß die Ultraschall-Laute der Tiere dieser komplexen Umgebung und der omnivoren Lebensweise angepaßt sind.

Die herausragenden Charakteristika der Ortungslaute aller bisher untersuchten Phyllostomatiden sind eine geringe Lautdauer, niedrige Intensität sowie mehrere abwärts modulierte Harmonische, die einen großen Frequenzbereich überdecken. Die Blattnasenfledermäuse werden von Griffin (1958) als „flüsternde Fledermäuse" bezeichnet, da die Intensität ihrer Ortungslaute mit ca. 80 dB weit unter der Lautstärke der damals weitaus besser bekannten Rhinolophiden und Vespertilioniden lag. Die Ruhelaute von *P. discolor* passen auch in dieses Schema. Wie die Flugversuche zeigen, können diese Fledermäuse die Intensität ihrer Laute im Bedarfsfall jedoch beträchtlich steigern. Bei der Detektion von Hindernissen oder, wenn sie ein entferntes Ziel anpeilen, wie es das Landefeld im Flugtunnel darstellt, werden Laute mit Schalldrucken von 110–125 dB erzeugt, d. h. Laute, deren Schallenergie das 25–35fache der Ruhelaute ausmacht. Eine ähnliche Erhöhung des Schalldrucks ist bei Hindernisversuchen mit *Glossophaga soricina, Anoura geoffroyi* und *Choeronycteris mexicana* beobachtet worden (Howell 1974). *Glossophaga* zeigte hier eine Verdoppelung des Schalldrucks, wenn die Hindernisfäden dünner wurden. Auch *P. discolor* reagiert in dieser Weise.

Der Informationsgehalt eines Echos hängt von der Bandbreite des ausgesandten Signals ab, wobei breitbandige Signale mehr Informationen tragen als engbandige (Simmons et al. 1977). Bei *P. discolor* beträgt die Bandbreite mehr als eine Oktave (45–100 kHz). Vespertilioniden, die in der Regel ähnlich breitbandige Laute mit nur einer Frequenzkomponente besitzen, erreichen die Abdeckung weiter Frequenzbereiche durch die zeitliche Ausdehnung des „sweeps", *P. discolor* durch die Kombination von drei frequenzmodulierten Harmonischen. Dieser Lautaufbau erlaubt die Bildung extrem kurzer und trotzdem breitbandiger Ortungslaute. Dieser Lauttyp ist in einer komplexen Umgebung besonders leistungfähig.

Obwohl die Echoortung bei allen Microchiropteren das dominierende Orientierungssystem darstellt, sind visuelle Einflüsse nicht ohne Bedeutung. In den Hindernisversuchen wurde das Ortungsverhalten von *P. discolor* deutlich von der Umgebungshelligkeit beeinflußt. Bei erstmaligem Auftreten eines Hindernisses in ihrem Flugweg zeigten die VT eine „überproportionale Reaktion" bezüglich der Wiederholrate der Laute, die jedoch nur in den Dunkel-Flügen zu beobachten war. Dieses Verhalten, das auch bei *Desmodus rotundus* auftritt (Joermann und Schmidt 1981b), ist um so erstaunlicher, als die Detektion des mit 40 mm relativ breiten Hindernisses für die Tiere kein Problem darstellt und da sie das

gleiche Hindernis bereits einige Male bei eingeschalteter Beleuchtung passiert hatten. Wie die Abnahme der Wiederholrate bei den folgenden, schmaleren Hindernissen nahelegt, ist die „überproportionale Reaktion" vermutlich nicht zur Vermeidung eines Hinderniskontaktes erforderlich, sondern auf eine Art „Überraschungseffekt" zurückzuführen. Bei visuell lokalisierbarem Hindernis unterstützt das Auge die Detektion, so daß ein Gegenstand in der Flugbahn mit weniger Lauten erfaßt werden kann.

Durch Auswertung der Kollisionen mit dem Hindernis läßt sich zeigen, daß *P. discolor* fähig ist, Fäden bis 0,25 mm Dicke im Flugweg akustisch zu lokalisieren. Dieser Schwellenwert läßt sich durch visuelle Unterstützung nicht verbessern; im überschwelligen Bereich jedoch hilft eine visuelle Lokalisation, Kontakte mit dem Hindernis drastisch zu reduzieren.

Danksagung

Herrn Dr. H. Erkert, Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, danken wir für die freundliche Überlassung der Versuchstiere; der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Bei der neotropischen Fledermaus *Phyllostomus discolor* wurde in einem Flugtunnel das Orientierungsverhalten beim Vermeiden von Hindernissen (senkrechte Fäden) untersucht. Die Ortungslaute entsprechen dem Phyllostomatidentyp (Dauer: 0,3–2,5 ms; 3 abwärts modulierte Harmonische, die den Frequenzbereich von ca. 45–100 kHz überdecken). Im Flug erreicht die Intensität der Laute bis zu 124 dB (10 cm vor der Nase); sie fällt bei Annäherung an den Landeplatz auf ca. 75 dB ab.

Fäden bis 0,25 mm Durchmeser können akustisch lokalisiert werden; optische Einflüße verbessern diesen Schwellenwert nicht. Im überschwelligen Bereich ist die Wiederholrate der Laute vor dem Hindernis im Hellen jedoch signifikant kleiner. Auch Kontakte mit dem Hindernis treten hier seltener auf.

Literatur

Barbour, R. W.; Davis, W. H.; Hassell, M. D. (1966): The need of vision in homing by *Myotis sodalis*. J. Mammalogy 47, 356–357.

Bradbury, J. W.; Nottebohm, F. (1969): The use of vision by the Little Brown Bat, *Myotis lucifugus* under controlled conditions. Anim. Behav. **17**, 480–485.

Chase, J. (1981): Visually guided escape responses of microchiropteran bats. Anim. Behav. **29**, 708–713.

Chase, J.; Suthers, R. A. (1969): Visual obstacle avoidance by echolocating bats. Anim. Behav. **17**, 201–207.

Church, H. F. (1957): The times of emergence of the Pipistrelle. Proc. Zool. Soc. London **128**, 600–602.

Curtis, W. E. (1952): Quantitative studies of echolocation in bats *(Myotis l. lucifugus)*, studies of vision of bats *(Myotis l. lucifugus* and *Eptesicus f. fuscus)*, and quantitative studies of vision of owls *(Tyto alba practincola)*. Ph. D. Thesis, Cornell University, Ithaca, New York.

Davis, W. H.; Barbour, R. W. (1965): The use of vision in flight by the bat *Myotis sodalis*. The Am. Midland Nat. 74, 497–499.

— (1969): Homing in blinded bats *(Myotis sodalis)*. J. Mammalogy **51**, 182–184.

De Coursey, G.; De Coursey, P. J. (1964): Adaptive aspects of activity rhythms in bats. Biol. Bulletin **126**, 14–27.

Eisentraut, M. (1950): Dressurversuche zur Feststellung eines optischen Orientierungsvermögens der Fledermäuse. Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württ. **109**, 34–45.

Erkert, H. G. (1974): Der Einfluß des Mondlichtes auf die Aktivitätsperiodik nachtaktiver Säugetiere. Oecologia (Berl.) **14**, 269–287.

Erkert, H. G.; Kracht, S.; Häussler, U. (1980): Characteristics of circadian activity systems in neotropical bats. Proc. 5th Int. Bat Res. Conf. 95–103.

Fleming, T. H.; Hooper, E. T.; Wilson, D. E. (1972): Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. Ecology **53**, 555–569.

Griffin, D. R. (1958): Listening in the dark. New Haven: Yale University Press.

— (1971): The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). Anim. Behav. **19**, 55–61.

Griffin, D. R.; Welsh, J. H. (1937): Activity rhythms in bats under constant external conditions. J. Mammalogy **18**, 337–342.

Griffin, D. R.; McCue, J. J. G.; Grinnell, A. D. (1963): Resistance of bats to jamming. J. Exp. Zool. **152**, 229–250.
Howell, D. J. (1974): Acoustic behavior and feeding in glossophagine bats. J. Mammalogy **55**, 293–308.
Jastrzebski, M. (1958): Preliminary investigations on the ability of the visual discrimination of flat figures in the bat *Myotis myotis* Borkhausen. Zeszyty Nankowe Uniwersytetu, Jagiellonskiego, Zoologica Z. **3**, 191–202.
Joermann, G.; Schmidt, U. (1981a): Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus.* II. Lautaussendung im Flug und Korrelation zum Flügelschlag. Z. Säugetierkunde **46**, 136–146.
— (1981b): Obstacle avoidance in the vampire bat *(Desmodus rotundus).* Proc. 1st Europ. Symp. Bat Res. In: Myotis **18–19**, 142–148.
Jones, J. K.; Carter, D. C. (1976): Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. In: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, T. 1. – Spec. Publ. The Museum. Texas Techn. Univ.
La Val, R. K. (1970): Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. Southwest Nat. **15**, 1–10.
Manske, U.; Schmidt, U. (1979): Untersuchungen zur optischen Musterunterscheidung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus.* Z. Tierpsychol. **49**, 120–131.
Masterson, F. A.; Ellins, S. R. (1974): The role of vision in the orientation of the echolocating bat, *Myotis lucifugus.* Behaviour **51**, 88–98.
Neuweiler, G.; Möhres, F. P. (1967): Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblatt-Fledermaus *Megaderma lyra.* Z. vergl. Physiol. **57**, 147–171.
Simmons, J. A. (Group report) (1977): Localization and identification of acoustic signals, with reference to echolocation. In: Recognition of complex acoustic signals. Ed. by T. Bullock. Dahlem Workshop, Berlin, 239–277.
Suthers, R. A. (1970): Vision, olfaction and taste. In: Biology of bats, Vol. II. Ed. by W. A. Wimsatt. Academic Press; New York, London, 265–309.
Suthers, R. A.; Chase, J.; Braford, B. (1969): Visual form dicrimination by echolocating bats. Biol. Bulletin **137**, 535–546.
Webster, F. A.; Brazier, O. G. (1968): Experimental studies on echolocation mechanisms in bats. Aerospace Medical Research Laboratories, Wright-Patterson Air Force Base, Ohio.
Williams, T. C., Williams, J. M. (1967): Radio tracking of homing bats. Science **155**, 1435–1436.
Williams, T. C., Williams, J. M.; Griffin, D. R. (1966): The homing ability of the neotropical bat *Phyllostomus hastatus,* with evidence for visual orientation. Anim. Behav. **14**, 468–473.

Anschrift der Verfasser: Georg Rother, Prof. Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Field observations on *Callithrix jacchus jacchus* L.

By W. Maier, Carmen Alonso and A. Langguth

Receipt of Ms. 25. 5. 1982

Abstract

Field observations on three groups of *Callithrix jacchus jacchus* L. living in patches of secondary coastal rain forest at Joao Pessoa (Paraiba, Brazil) are reported. The groups comprised 3–7 animals which occupied partly overlapping home ranges of 2–5 ha. In the main study group, a smaller territory around a "home tree" was actively defended. This group was observed on four whole days. On an average about 30 % of the 11.5 hours of daily activity was spent on sap feeding on that "home tree" *(Tapirira guianensis).* The functional adaptations to and the biological importance of sap feeding are discussed.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4706-0334 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 47 (1982) 334–346
© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7